大和切叶蜂对其蜜源植物披针叶黄华的盗蜜行为

杨俊伟，徐环李*，孙洁茹，胡红岩，李　燕
(中国农业大学昆虫学系，北京 100193)

摘要：【目的】调查和观测内蒙古毛乌素沙地大和切叶蜂 *Megachile* (*Xanthosaurus*) *japonica* Alfken 对其蜜源植物披针叶黄华 *Thermopsis lupinoides* (L.)的盗蜜行为。【方法】在披针叶黄华花期内，设置样方观测披针叶黄华的主要访花昆虫。采用目测，拍照等方法对大和切叶蜂盗蜜行为进行观测，记录和统计花被盗蜜后留下的盗蜜孔的数量和在花上的位置。【结果】大和切叶蜂在披针叶黄华传粉蜂中数量上占有绝对的优势。作为初级盗蜜者时，用上颚在花基部切割出一个纵向裂口，将口器伸入孔内吸取花蜜。作为次级盗蜜者时，利用已有的孔洞来吸蜜。在盗蜜时没有表现出寻找已经存在的盗蜜孔来吸蜜的现象，同时其个体在盗蜜时表现出"偏好"花基部一侧的行为。在 13 个样地，已开放花朵被盗蜜率最低为 95.4%，最高达到 100%，而未开放花朵的被盗蜜率最高则达到 64.7%。【结论】在毛乌素沙地大和切叶蜂既是披针叶黄华的主要传粉者，也是其初级盗蜜者和次级盗蜜者。

关键词：大和切叶蜂；披针叶黄华；蜜源植物；盗蜜；传粉者；访花行为
中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2010)09-1015-07

Nectar-robbing behavior of *Megachile* (*Xanthosaurus*) *japonica* Alfken (Hymenoptera: Megachilidae) on its nectar plant *Thermopsis lupinoides* (Leguminosae)

YANG Jun-Wei, XU Huan-Li*, SUN Jie-Ru, HU Hong-Yan, LI Yan (Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: 【Aim】To investigate the nectar-robbing behavior of *Megachile* (*Xanthosaurus*) *japonica* Alfken on its nectar plant *Thermopsis lupinoides* (L.) in Mu Us sandland, Inner Mongolia. 【Methods】During the flowering season of *T. lupinoides*, we investigated the main pollinators and observed the robbing behavior of *M. japonica* on *T. lupinoides*, and recorded the position of holes in the corolla tube chewed by robbers at the base of flowers near the nectar spur. 【Results】*M. japonica* is the dominant pollinator of *T. lupinoides*. As primary robbers, *M. japonica* bees cut a longitudinal split at the base of flowers by mandibles and obtain nectar through it, while directly obtain nectar without making holes when they act as secondary robbers. They did not show an tendency to seek pre-cut robbing holes, but individuals displayed a preference for one side of the flowers. In 13 plots, the percentage of nectar robbing from blooming flowers was from 95.4% to 100%, and only reached 64.7% in buds. 【Conclusions】*M. japonica* is not only the main pollinator but also the primary robber and secondary robber of *T. lupinoides* in Mu Us sandland.

Key words: *Megachile* (*Xanthosaurus*) *japonica*; *Thermopsis lupinoides*; nectar plant; nectar robbing; pollinator; flower-visiting behavior

植物和传粉者是一种互利共生的关系，花在提供报酬吸引合法传粉者的同时，也经常吸引一些其他的访花者(昆虫、蜘蛛和鸟等)，当遇到狭长的花冠时，盗蜜者(nectar robber)就会以不接触植物繁殖器官而直接在花冠基部打洞的方式来取食花蜜(Inouye, 1980)。初级盗蜜者是指刺破或咬破植物花冠基部而不接触植物生殖器官来获得花蜜的盗蜜者；次级盗蜜者是指利用初级盗蜜者已咬破的洞来获取花蜜(Inouye, 1980; Vogt, 2006; 张彦文等, 2006)；还有一种是直接进入花冠中吸蜜而不接触植物生殖器官，同时也不对花造成伤害的吸蜜者称之为偷蜜者(nectar theft)(Inouye, 1980; Lala and Ornelas, 2001)；另外，自己消费或采集花粉喂育子代而很少将花粉带到柱头上，对异花授粉不起作用

基金项目：国家自然科学基金项目(30970412)
作者简介：杨俊伟，男，1982 年生，山西五台县人，硕士研究生，主要从事传粉昆虫学研究，E-mail: yangjunwei0350@163.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: hanabati@cau.edu.cn
收稿日期 Received: 2010-01-19；接受日期 Accepted: 2010-08-20

的称之为偷粉者(pollen theft)(Hargreaves *et al.*, 2009)。

这种意味着"欺骗"的盗蜜现象对植物与传粉者之间互利共生的关系起着选择性作用(Maloof and Inouye, 2000; Irwin, 2006)。访花者由于盗蜜而改变的访花行为可能对植物的适合度带来正面、中性或负面的影响,这些影响对植物繁殖成功的作用受到广泛关注(Maloof and Inouye, 2000; Irwin *et al.*, 2001)。但很难将不同系统中盗蜜者对植物的影响达到统一的认识,诸多因素包括植物的繁殖生物学、盗蜜者的取食策略、传粉者的多样性和有效性等影响着盗蜜行为对传粉者与植物系统的作用(Stout *et al.*, 2000)。

除蜂鸟外,常见的盗蜜者主要有熊蜂 *Bombus* spp.、蜜蜂 *Apis* spp.、无刺蜂 *Trigona* spp.、木蜂 *Xylocopa* spp. 及蚂蚁等(Maloof and Inouye, 2000),被盗蜜植物主要是一些具长花管或花上有蜜距(nectar spur)的产蜜植物,已有研究表明马鞭草科(Verbenaceae)植物假连翘 *Duranta erecta* L. 被盗蜜率与花管长度和直径呈显著的正相关关系(Navarro and Medel, 2009)。已经记载有盗蜜现象存在的植物有59科214种(Irwin and Maloof, 2002)。目前,国外已有大量对盗蜜现象以及对植物繁殖适合度的研究。在中国仅见有木蜂对活血丹盗蜜行为和繁殖适合度影响(张彦文和郭友好, 2006; Zhang *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2009a)和火红熊蜂 *Bombus pyrosoma* 对紫堇属 *Corydalis* 中3种具有不同交配系统植物的影响的研究报道(Zhang *et al.*, 2009b)。

本文首次报道大和切叶蜂 *Megachile* (*Xanthosaurus*) *japonica* Alfken 在披针叶黄华 *Thermopsis lupinoides* (L.)上的盗蜜行为。

1 材料与方法

1.1 研究地点

研究地点位于内蒙古鄂尔多斯南部的毛乌素沙地的中国科学院鄂尔多斯沙地草地生态研究站内(39°30′N, 110°11′E),海拔1 355 m,年均温7.5～9.0℃,年降雨量260～450 mm,降雨多集中在7～9月份,占全年的60%～70%以上(张新时, 1994)。研究样地均设在生态站附近的沙地。

1.2 研究材料

披针叶黄华 *T. lupinoides* 是一种多年生克隆草本植物,广泛分布于亚洲(Sa, 2005)。植株高12～30 cm,木质根茎发达且分枝,可扩展到较远地方,每一分株有单一或较少分枝的总状花序,每花序有1～6轮黄色的花,每轮3朵花几乎同步开放。花冠蝶形,花较大,旗瓣展开长3.0～3.6 cm,宽1.7～2.1 cm。每朵花有10枚完全分离的雄蕊,与雌蕊一起藏于联合的龙骨瓣内。该种植物自交亲和,但自体受精结实率很低(8.25%),种子生产依赖于昆虫的有效传粉,花期从5月中旬到6月初,果期从6月底到7月初(曲荣明, 2007)。是当地早春主要蜜源植物,为早春出现的野生传粉蜂提供蜜源保障。

大和切叶蜂隶属切叶蜂科切叶蜂属 *Megachile* 黄足切叶蜂亚属 *Xanthosaurus*。该蜂主要分布在日本,1年1代,在地下挖洞作巢,以老熟幼虫在茧内越冬,是豆科植物白三叶草、紫云英、紫藤花的主要传粉蜂(Maeta, 1979)。该蜂在内蒙古毛乌素沙地1年1代,以早春开花的披针叶黄华 *T. lupinoides* 和柠条锦鸡儿 *Caragana korshinskii* 为主要蜜源,是披针叶黄华的主要访花昆虫。

1.3 大和切叶蜂日活动规律的观测

2006年在披针叶黄华花期内,于晴天对1个2 m×2 m样方进行传粉昆虫种类和数量的观测,每天7:30–19:00对样方内传粉昆虫的种类和数量进行统计,连续观测2 d。样方内的传粉昆虫指飞进样方且访问了样方内披针叶黄华花的昆虫。2009年在披针叶黄华盛花期,选择1个斑块较大的样地(10 m×15 m),于晴天7:30–17:00记录所观察蜂在披针叶黄华上的访花频率和单花停留时间(盗蜜时间和采粉时间)。

1.4 披针叶黄华被盗蜜的观察和统计

从2009年5月22日至5月25日共4 d,在野外选取13个大小不一的披针叶黄华斑块,斑块间相距50～100 m不等,在所选取的斑块中沿直线共随机统计1 971朵开放花朵和1 013朵未开放花被盗蜜的数量,以花基部是否有孔洞来判断被抽样花是否已经被盗蜜,并根据盗蜜孔留在花基部左侧、右侧和左右两侧均有的3种情况,把被盗蜜的花分成3种类型,分别记录具有这3种类型盗蜜孔的花朵数量,统计其在不同样方中出现的比例。

1.5 数据统计与分析

采用SPSS 11.5 One-way ANOVA 和 EXCEL 2003对数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 大和切叶蜂访花行为及日活动规律

2006 年的观测结果表明，在披针叶黄华所有的传粉昆虫中，大和切叶蜂在数量上占绝对优势（表 1），它能连续访问多朵花，而且访花时均碰到柱头和携带足够量的花粉，是披针叶黄华的主要传粉昆虫。

表 1 披针叶黄华样方内传粉蜂种类和数量统计

Table 1 Species and numbers of bee pollinators for *Thermopsis lupinoides*

传粉蜂种类 Species of bee pollinators	传粉蜂数量 Number of pollinating bees		
	2006-5-27 (7:30 – 19:00)	2006-5-28 (7:30 – 19:00)	合计 Total
大和切叶蜂 *Megachile* (*Xanthosaurus*) *japonica*	951	1 012	1 963
戎拟孔蜂 *Hoplitis* (*Megalosmia*) *princeps*	4	8	12
瘤拟孔蜂 *H.* (*Alcidemea*) *tuberculata*	2	13	15
黑尾熊蜂 *Bombus* (*Subterraneobombus*) *melanurus*	4	6	10
密林熊蜂 *B.* (*Bombus*) *patagiatus*	2	1	3

大和切叶蜂在访披针叶黄华的花时，一般首先采集几朵花的花粉，再从花外侧基部吸取几朵花的花蜜，然后继续采集花粉，接着吸取花蜜，如此循环，直到它采集到足够的花粉花蜜。在采集花粉时，它从花正面飞落到花上，3 对足同时踩在龙骨瓣上，然后前足和中足固定，后足夹住雌雄蕊群，将花粉收集到腹毛刷上(图 1：A，B)。其单花采粉时间为 2.4 ± 1.22 s（平均值 ± *SD*，n = 324)，大多数情况下在 1 ~ 3 s（约 84.9%）(图 2：A)其访花频率为 11.8 ± 5.55 朵/min（平均值 ± *SD*，n = 31)，大多数情况下(约 61%)，其访花频率在8.75 ~ 15.18 朵/min（图 2：B)。

2.2 大和切叶蜂的盗蜜行为观测

大和切叶蜂在盗取披针叶黄华花蜜时，一般是连续采集 1 ~ 5 朵花的花粉后，在采集完最后一朵花的花粉后转到花冠外侧基部(左侧或右侧)，用上颚切割出一个纵向裂口，把口器伸入孔洞里吸取花蜜(图 1：C)，其盗蜜时间为 5.7 ± 6.21(平均值 ± *SD*，n = 161)，大多数情况下在 1 ~ 5 s（67.7%）(图 2：C)。当作为次级盗蜜者利用种内其他个体或其他蜂类盗蜜后留下的孔洞来吸取花蜜时，则直接把口器伸入其孔洞吸取花蜜，或由于已有的孔洞口径较小而不能满足其充分吸蜜时，它会在原有的孔洞处继续切割出适合自己盗蜜的孔洞来。据我们观察发现，披针叶黄华的花冠有时被熊蜂等其他野生蜂轻微刺破盗蜜后，其留下的伤口有的会慢慢愈合一部分，使得具有这种孔洞的花朵在被大和切叶蜂二次或多次盗蜜后形成较大的孔洞(图 1：D)。

在 13 个样方的统计中发现(表 2)，已开放花朵被盗蜜率最低为 95.4%，最高达到 100%。未开放花朵的被盗蜜率最高则达到 64.7%。花基部两侧盗蜜孔的分布在不同的样方中呈现出不同的趋势，在已开放花朵中，分布在花基部左侧的盗蜜孔数量在样方 A，B，C，D，F，H，J，K 中明显占有较大比例(最低约为 55%，最高达到 81%)，分布在花基部右侧的盗蜜孔数量在样方 L 和 M 中分别达到 85% 和 75%，把 13 个样方中占多数且只具有一侧盗蜜孔的开放花朵数作比较，盗蜜孔偏向左侧占多数的花朵数是另一侧的 4.62 倍，在未开放花朵中则是 2.58 倍(图 3)。在未开放花苞的样方中，被盗蜜率与已开放花朵相比相对较小，仅在样方 M 中最大达到 64.7%，在样方 H 中没有被盗蜜的花苞。大和切叶蜂在盗蜜时直接飞落或访花后爬到花冠基部的某一侧吸蜜，没有表现出寻找已经存在的盗蜜孔来吸蜜的现象，其个体在盗蜜时表现出“偏好”花基部某一侧的行为。

3 讨论

披针叶黄华是当地早春主要的蜜源植物之一，通过对其花期内主要传粉昆虫种类和数量的调查，结果显示其传粉蜂主要有大和切叶蜂、戒拟孔峰和瘤拟孔蜂，以及黑尾熊蜂和密林熊蜂的蜂王，偶尔见西伯利亚熊蜂 *Bombus sibiricus* 蜂王采集花粉，但数量极少。其中，大和切叶蜂在数量上占有绝对的优势，约占到野生传粉蜂总量的 98%，而且在访花时携带足够的花粉量和均能碰到柱头，这就为披针叶黄华的繁殖提供了有效的花粉。大和切叶蜂访问披针叶黄华的花朵时，采粉活动和采蜜活动间隔交替进行，直至采集到足够带回巢中的花粉花蜜，这



图 1 大和切叶蜂在披针叶黄华上采粉和盗蜜

Fig. 1 *Megachile japonica* female adult collecting pollen and robbing nectar on *Thermopsis lupinoides*

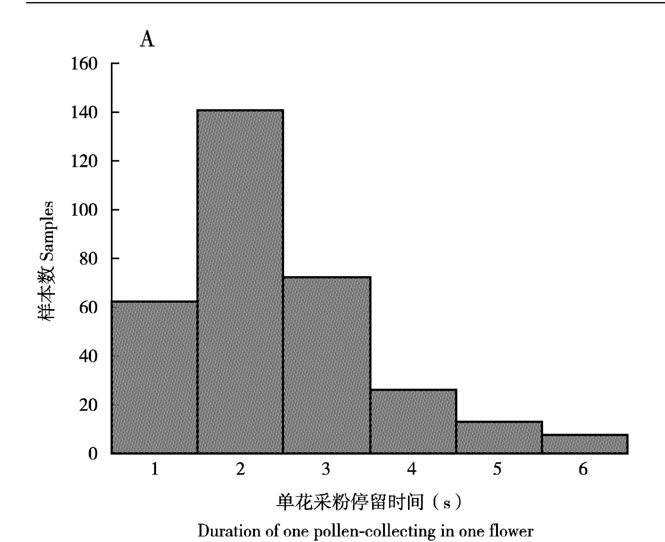
A, B: 采集花粉 Collecting pollen; C: 盗取花蜜 Robbing nectar; D: 盗蜜孔 Robbing holes.

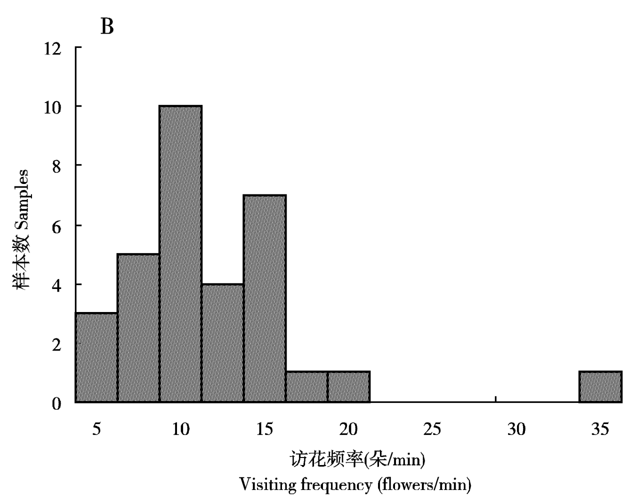
种现象可能与披针叶黄华的花型结构有关，披针叶黄华的花长约30 mm，蜜腺位于花基部，雌雄蕊群位于花前端，而大和切叶蜂的体长约为 13 mm，导致采粉和采蜜不能同时进行，从能量的角度看，可能这种行为比直接进入花冠中采集花蜜更能减少能量的消耗。大和切叶蜂在盗蜜时直接飞落或访花后爬到花冠基部的某一侧吸蜜，没有表现出寻找已经存在的盗蜜孔来吸蜜的现象。同时其个体在盗蜜时表现出"偏好"花基部左侧的行为。这种"偏好"行为可以解释表 2 中(除 E, G, I 3 个样方外)盗蜜孔洞分布情况，而 E, G 和 I 3 个样方中 3 种类型的盗蜜孔数量分布差异不大的原因，可能是因为这几个斑块中其他野生蜂随机盗蜜引起的。大和切叶蜂表现出的这种盗蜜行为可能与种间信息的传递有关，这种行为直接为种内其他个体所带来的利益就是其他个体可以直接利用已有的盗蜜孔来吸蜜，同时其他个体也避免了寻找花冠上是否已有可用的孔洞，以及寻找后在确认没有盗蜜孔的情况下继续花费时间和能量来咬孔。在对社会性熊蜂盗蜜行为的研究中，已有证据表明没有气味和视觉线索对盗蜜行为起着指示作用(Leadbeater and Chittka, 2008)，同时对其盗蜜行为的社会性传播研究中表明，当这种行为在一个种群内发生便会很快传播(Leadbeater and Chittka, 2008; Sherry, 2008)；对披针叶黄华来说，

表 2　在 13 个斑块样方中披针叶黄华被大和切叶蜂盗蜜情况统计

Table 2　Statistics of *Thermopsis lupinoides* robbed by *Megachile japonica* in 13 plots

样方 Plot samples	开放花朵 Bloomed flowers					花苞 Calyxes				
	调查花数(朵) Number of flowers investigated	被盗蜜率(%) Probability of flowers robbed	左孔花朵数 Number of flowers with left robbing-holes	右孔花朵数 Number of flowers with right robbing-holes	两侧同时具有孔洞的花朵数(朵) Number of flowers with right and left robbing-holes	调查花苞数(朵) Number of calyxes investigated	被盗蜜率(%) Probability of calyxes robbed	左孔花朵数 Number of calyxes with left robbing-holes	右孔花朵数 Number of calyxes with right robbing-holes	两侧同时具有孔洞的花苞数(朵) Number of calyxes with right and left robbing-holes
A	267	97	152	31	76	116	32.8	21	16	1
B	110	98.2	75	13	20	69	20.3	14	0	0
C	329	99.7	219	19	90	124	35.5	41	0	3
D	115	96.5	80	4	27	66	36.4	19	5	0
E	79	100	22	36	21	52	28.9	12	3	0
F	186	100	102	53	31	30	6.7	2	0	0
G	63	100	24	17	22	97	45.4	14	25	5
H	58	100	36	6	16	23	0	0	0	0
I	151	100	59	63	29	227	42.3	57	35	4
J	156	99.4	125	16	14	64	35.9	6	16	1
K	109	95.4	82	8	14	66	36.4	17	7	0
L	175	98.3	13	146	13	28	17.9	0	5	0
M	173	97.1	13	126	29	51	64.7	9	21	3





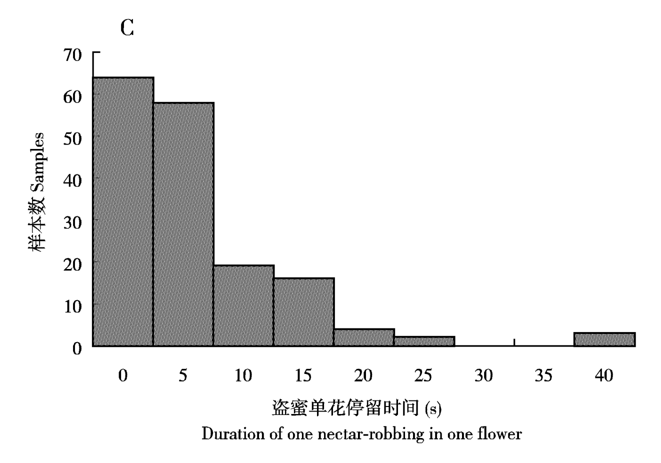


图 2　大和切叶蜂在披针叶黄华上的单花采粉停留时间（A）、访花频率（B）和盗蜜单花停留时间（C）

Fig. 2　Duration of one pollen-collecting in one flower（A）, visiting frequency（B）, duration of one nectar-robbing in one flower（C）of *Megachile japonica* on *Thermopsis lupinoides*

独栖性大和切叶蜂的这些行为也使其避免了更多的花两侧被切割或穿刺引起多次伤害和对繁殖适合度的负面影响。在未开放花苞的样方中被盗蜜率与已

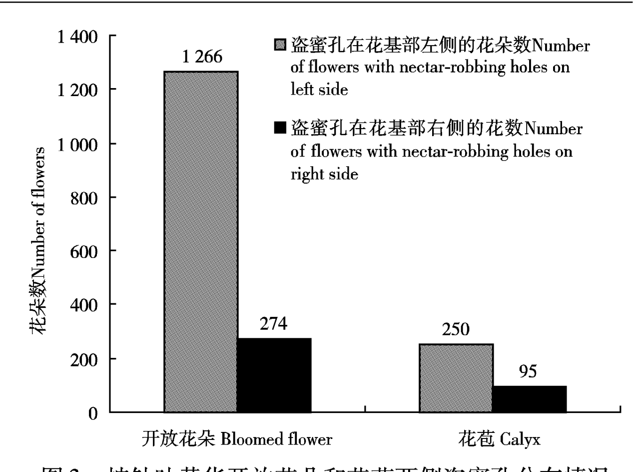


图 3　披针叶黄华开放花朵和花苞两侧盗蜜孔分布情况

Fig. 3　Distribution of nectar-robbing holes in bloomed flowers and calyx of *Thermopsis lupinoides*

开放花朵相比相对较小，这可能是由于未开放的花朵含蜜量较少或者是花冠的硬度等原因，披针叶黄华依此来抵御各种盗蜜者的策略。作为披针叶黄华的优势传粉者，大和切叶蜂在吸取披针叶黄华花蜜的同时，又以盗蜜者的身份出现。大和切叶蜂在披针叶黄华整个花期内采粉和盗蜜间隔交替频繁地转换着自己的角色，同时也在盗蜜过程中既可以作为初级盗蜜者也可以是次级盗蜜者。根据我们的初步观察，认为大和切叶蜂对披针叶黄华的访问对其繁殖保障具有重要的意义。已有的研究表明盗蜜者的盗蜜行为使得花蜜报酬的减少，引起更多的传粉者在花之间的飞行，进而提高了杂交几率和种子产量（Irwin and Brody，1998；Maloof and Inouye，2000），但 Irwin（2000）的研究结果则表明蜂鸟避免访问已被盗过蜜的花的行为不会增加其杂交几率。大和切叶蜂的盗蜜行为没有表现出这种选择性，但是否对黄华的胚珠及结实造成一定程度的破坏还有待进一步研究。

另外，通过大和切叶蜂对披针叶黄华盗蜜行为的观察研究，我们认为在判断是否为初级盗蜜者的行为中，除了包括盗蜜者直接刺破植物花冠的行为外，还有一种是在已有盗蜜孔的情况下，但由于其他盗蜜者盗蜜后留下的盗蜜孔口径较小或者由于植物花冠自身的伤口组织愈合等原因，使得盗蜜者不能充分吸取花蜜，转而继续在原有的孔洞处切割或刺破花冠的行为。

致谢　本文工作得到中国科学院鄂尔多斯草地沙地生态定位站姜斌站长的大力支持，本实验室蒙艳华（中国农业大学 2008 届毕业生）为本文野外工作提

供了极大帮助，在此一并致谢。

参 考 文 献 (References)

Barrows EM, 1980. Robbing of exotic plants by introduced carpenters and honeybees in Hawaii, with comparative notes. *Biotropica*, 12: 23－29.

Hargreaves AL, Harder LD, Johnson SD, 2009. Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biological Reviews*, 84: 259－276.

Inouye DW, 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology*, 61: 1251－1253.

Irwin RE, 2000. Hummingbird avoidance of nectar-robbed plants: spatial location or visual cues. *Oikos*, 91: 499－506.

Irwin RE, 2006. The consequences of direct *versus* indirect species interactions to selection on traits: pollination and nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*. *The American Naturalist*, 167: 315－328.

Irwin RE, Brody AK, 1998. Nectar robbing in *Ipomosis aggregata*: effects on pollinator behavior and plant fitness. *Oecologia*, 116: 519－527.

Irwin RE, Brody AK, Waser NM, 2001. The impact of floral larceny on individuals, populations, and communities. *Oecologia*, 129: 161－168.

Irwin RE, Maloof JE, 2002. Variation in nectar robbing over time, space, and species. *Oecologia*, 133: 525－533.

Lala C, Ornelas JF, 2001. Nectar 'theft' by hummingbird flower mites and its consequences for seed set in *Moussonia deppeana*. *Functional Ecology*, 15: 78－84.

Leadbeater E, Chittka L, 2008. Social transmission of nectar-robbing behaviour in bumble-bees. *Proceedings of the Royal Society B*, 275: 1669－1674.

Maeta Y, 1979. Studies on the biology of *Megachile japonica* Alfken. (1) Nesting habit and nest structure. *Bulletin of the Tohoku National Agricultural Experiment Station*, 61: 59－68. [in Japanese]

Maloof JE, Inouye DW, 2000. Are nectar robber cheaters or mutualists? *Ecology*, 81: 2651－2661.

Navarro L, Medel R, 2009. Relationship between floral tube length and nectar robbing in *Duranta erecta* L. (Verbenaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 96: 392－398.

Qu RM, 2007. Pollination Strategy of Plants in Sand Land: Case Studies in Mu Us. PhD Dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. [曲荣明, 2007. 沙地中植物的传粉对策——毛乌素案例研究. 北京：中国科学院植物研究所博士学位论文]

Sa R, 2005. Definition of *Thermopsis lupinoides* (L.) Link (Leguminosae). *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 25 (9): 1859－1862.

Sherry DF, 2008. Social learning: nectar robbing spreads socially in bumble bees. *Current Biology*, 18(14): 608－610.

Stout JC, Allen JA, Goulson D, 2000. Nectar robbing, forager efficiency and seed set: bumblebees foraging on the self-incompatible plant *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae). *Acta Oecologica*, 21(4－5): 277－283.

Vogt CA, 2006. Secondary nectar robbing, a previously unsubstantiated foraging behavior of the Cinereous Conebill (*Conirostrum cinereum*). *Ornitologia Neotropical*, 17: 613－617.

Zhang XS, 1994. Principles and optimal models for development of Mao Wu Su sandy grassland. *Acta Phytoecologica Sinica*, 18(1): 1－16. [张新时, 1994. 毛乌素沙地的生态背景及其草地建设的原则与优化模式. 植物生态学报, 18(1): 1－16]

Zhang YW, Giturn WR, Wang Y, Guo YH, 2007. Nectar robbing of a carpenter bee and its effects on the reproductive fitness of *Glechoma longituba* (Lamiaceae). *Plant Ecology*, 193: 1－13.

Zhang YW, Guo YH, 2006. Behavioural differences between male and female carpenter bees in nectar robbing. *Journal of Wuhan University (Natural Science Edition)*, 52(2): 235－240. [张彦文, 郭友好, 2006. 雌雄木蜂对活血丹盗蜜行为差异及原因. 武汉大学学报(理学版), 52(2): 235－240]

Zhang YW, Wang Y, Guo YH, 2006. The effects of nectar robbing on plant reproduction and evolution. *Journal of Plant Ecology*, 30(4): 695－702. [张彦文, 王勇, 郭友好, 2006. 盗蜜在植物繁殖生态学中的意义. 植物生态学报, 30(4): 695－702]

Zhang YW, Yang CF, Zhao JM, Guo YH, 2009a. Selective nectar robbing in a gynodioecious plant (*Glechoma longituba*) enhances female advantage. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 527－535.

Zhang YW, Yu Q, Zhao JM, Guo YH, 2009b. Differential effects of nectar robbing by the same bumble-bee species on three sympatric *Corydalis* species with varied mating systems. *Annals of Botany*, 104 (1): 33－39.

(责任编辑：袁德成)